

LES PARTICULARITES DE LA REPRODUCTION DE *VARROA DESTRUCTOR*, AGENT DE LA VARROOSE DE L'ABEILLE DOMESTIQUE. PERSPECTIVES DE LUTTE

REPRODUCTIVE FEATURES OF *VARROA DESTRUCTOR*, AGENT OF HONEYBEE VARROOSIS. PROSPECTS FOR CONTROL

Par Sébastien WENDLING¹
(Communication présentée le 19 juin 2014)

RÉSUMÉ

Plus de 30 ans après son arrivé, *Varroa destructor*, agent de la varroose de l'abeille domestique *Apis mellifera*, reste l'un des grands fléaux de l'apiculture française. Les stratégies de lutte disponibles actuellement montrent leurs limites. De nouvelles voies de recherche doivent être ouvertes afin de découvrir un moyen durable de gestion du parasitisme. La phase de reproduction du parasite, particulièrement orientée vers l'économie et étroitement liée au cycle de son hôte, semble être un élément de fragilité de son cycle qui pourrait être exploité.

Mots-Clés : *Varroa destructor*, reproduction, acarien, abeille, *Apis mellifera*, varroose.

SUMMARY

More than 30 years after its first arrival, *Varroa destructor*, agent of honeybee varroosis, remains one of the most serious threat of french apiculture. Currently, the available means of control shows their limits. Further researches must be conduct to develop a sustainable parasitism control. During it reproductive phase, the parasite is particularly thrifty and closely linked to the cycle of its host. This weakness might be a promising line of approach.

Key words: *Varroa destructor*, reproduction, mite, honeybee, *Apis mellifera*, varroosis.

(1) wendlingsebastien@gmail.com

INTRODUCTION

L'apiculture française connaît depuis quelques années une crise sanitaire majeure. Affaiblissements, effondrements et mortalité de colonies d'abeilles contribuent au découragement de nombreux apiculteurs. La production nationale de miel a ainsi diminué de 32000 tonnes en 1995 à 16000 tonnes en 2010 (Toma *et al.* 2009 ; France Agrimer, 2012 ; Gester, 2012). Outre l'impact direct sur la filière apicole, le déclin des abeilles pourrait avoir à terme un impact environnemental considérable. La diversité de la flore entomophile se trouve menacée par un déficit en pollinisateurs, un des principaux étant l'abeille domestique *Apis mellifera*. Ce déficit se fait déjà ressentir sur la quantité et la qualité de certaines productions végétales, les conséquences économiques étant colossales pour le secteur agricole (Breeze *et al.* 2014 ; Klatt *et al.* 2014).

Une grande diversité de facteurs intervenant de façon isolée ou simultanée est susceptible de provoquer une morbidité ou mortalité anormale des colonies d'abeilles. Les différentes causes peuvent être classées en cinq catégories : les agents biologiques, les agents chimiques, l'environnement, les pratiques apicoles et autres causes (Toma *et al.* 2009).

Parmi elles, les apidologues s'accordent sur le rôle prépondérant d'un acarien parasite, *Varroa destructor* (Anderson & Trueman, 2000), agent de la varroose, arrivé en France voilà un peu plus de 30 ans (Colin *et al.* 1983 ; Dietemann *et al.* 2013).

Varroa destructor est le parasite de l'abeille asiatique *Apis cerana* avec qui il forme une relation hôte-parasite à son équilibre. Au

milieu du 20^{ème} siècle, ce parasite a infesté un hôte nouveau pour lui, l'abeille domestique *A. mellifera*. Aujourd'hui, l'aire de répartition du parasite suit pratiquement celle de son hôte et est quasi-mondiale.

BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION

La femelle adulte *V. destructor*, seule forme parasitant les abeilles adultes, est de forme ellipsoïdale plus large que longue (1,7 x 1,2 mm), déprimée dorso-ventralement, de couleur cuticulaire brun clair chez la jeune adulte évoluant rapidement vers le brun foncé. Elle pèse environ 0,32 à 0,48 mg (poids d'une abeille ouvrière ~80 mg). Son espérance de vie est de 2,5 à 3,5 mois pendant la belle saison (Anderson & Trueman, 2000 ; Rosenkranz *et al.* 2010). Son appareil génital est constitué d'une paire de solénostomes, organes copulateurs situés sur la face ventrale du parasite. Chaque solénostome est prolongé en partie interne par un canal de plus grand diamètre, le tubulus, lui-même prolongé par le ramus. Les deux paires de rami se réunissent pour former le canal spermatique qui débouche dans la spermathèque, organe permettant la conservation des spermatozoïdes tout au long de la vie de la femelle. La femelle a un seul ovaire contenant des cellules germinales à différents stades de développement. La spermathèque est reliée à l'ovaire par une région appelée camera spermatis, siège de la fécondation des ovocytes, irriguée par les cordons nutritifs des organes lyriformes, très actifs durant l'ovogenèse. Les œufs sont émis par un conduit, l'oviducte, qui s'abouche au niveau de l'orifice génital (*figure 1*) (Alberti & Hänel, 1986 ; Akimov *et al.* 1988).

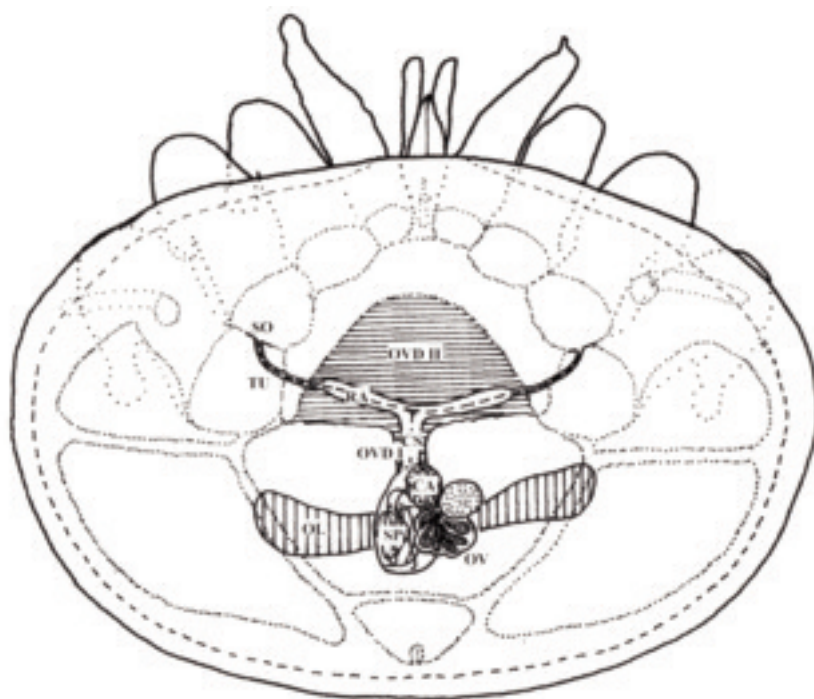


Figure 1: Vue dorsale du système génital d'une femelle *V. destructor* (Modifié d'après Alberti & Hänel, 1986). Le système génital de la femelle *V. destructor* est composé d'une partie permettant l'entrée du sperme et sa conservation (SO = solénostome, TU = tubulus, RA = ramus, SPD = conduit spermatique, SPT = spermathèque), une autre est destinée au développement de l'œuf et à l'oviposition (OV = Ovaire, LO = Organe lyriforme, OVD I = Oviducte I, OVD II = Oviducte II).

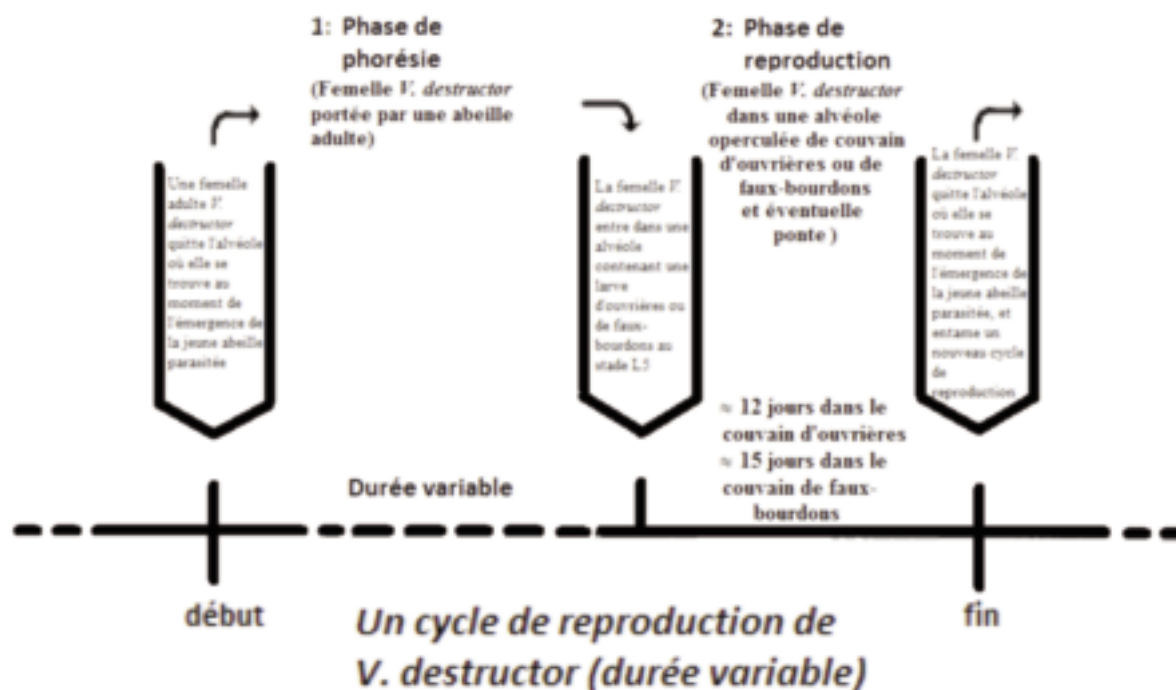


Figure 2: Un cycle de reproduction d'une femelle adulte *V. destructor* composé d'une phase de phorésie suivie d'une phase de reproduction.

Le mâle adulte est présent uniquement dans les alvéoles de couvain operculé où il a été pondu et a évolué en adulte. En effet, à l'émergence de la jeune abeille, le mâle meurt de façon inéluctable de déshydratation car il ne possède pas de pièce buccale lui permettant de percer la cuticule des abeilles pour se nourrir. Le corps du mâle adulte est jaune-verdâtre, presque sphérique. Il mesure environ 0,75 à 1,0 mm de long et 0,7 à 0,9 mm de large. Son appareil génital est composé d'un testicule unique localisé dans la partie postérieure du corps. Il est prolongé d'une paire de canaux déférents qui convergent en partie antérieure du corps pour former un conduit unique, le ductus ejaculatorius. Ce conduit débouche en avant du scutum sterno-génital. Une glande génitale accessoire délivre sa sécrétion dans la partie proximale du ductus ejaculatorius. La partie mobile des chélicères est transformée en une structure tubulaire appelée spermadactyle, avec laquelle le mâle introduit le spermatophore dans les solénostomes de la femelle. Le parasite est ainsi classé parmi les espèces pratiquant la podospermie (Alberti & Hänel, 1986).

Un cycle de reproduction comporte deux phases : une phase de phorésie, de durée variable et non obligatoire, et une phase de reproduction, de durée imposée par les particularités de la reproduction de son hôte (**figure 2**). La phase de reproduction débute juste avant l'operculation de la cellule (stade larvaire 5 de l'abeille) et se poursuit jusqu'à l'émergence de

l'abeille (280 heures pour l'ouvrière et 360 h pour le faux-bourdon) (Martin, 1994 ; 1995). Une femelle *V. destructor* entreprend en moyenne 1,5 cycle de reproduction au cours de sa vie en conditions naturelles (Fries & Rosenkranz, 1996).

Les œufs sont pondus, uniquement par des femelles fondatrices fécondées, sur la paroi des alvéoles operculés de couvain d'ouvrières (cinq œufs, rarement six) et de faux-bourçons (six œufs, rarement sept), exceptionnellement dans les cellules royales, à un rythme d'un œuf toutes les 30 h. Le premier œuf pondu 60 à 70 heures après l'operculation engendre un mâle (haploïde, issu d'un œuf non fécondé par parthénogenèse arrhénotoque), les suivants, des femelles (diploïdes, issues d'œufs fécondés). Une fondatrice pond au maximum une trentaine d'œufs au cours de sa vie (Akimov & Yastrebtsov, 1984). Dans l'alvéole, deux stades immatures se succèdent :

- la protonympe : d'abord mobile, elle devient immobile quelques heures avant la mue qui l'amènera au stade deutonympe ;
- la deutonympe : d'abord mobile, elle devient immobile avant la mue imaginale qui la conduira au stade adulte.

Les formes immatures mobiles se nourrissent d'hémolymph prélevée sur la nymphe d'abeille au 'site de nourrissage', sorte de puits percé dans la cuticule de l'abeille par la femelle fondatrice. Il faut environ six jours depuis la ponte pour obtenir

un mâle adulte *Varroa* et cinq à six jours pour obtenir une femelle adulte (Donzé & Guérin, 1994 ; Martin, 1994 ; 1995).

Au cours de sa vie, la femelle *V. destructor* connaît une unique période de fécondation, juste après la mue imaginale. Dans le cas d'une mono-infestation, plusieurs accouplements se succèdent entre le frère et ses sœurs, le mâle changeant de partenaire dès qu'une nouvelle femelle achève sa mue imaginale, soit environ 30 heures après la mue de la femelle précédente. L'accouplement se concrétise par le transfert d'un spermatophore contenant des spermatozoïdes immatures de forme ovoïde (diamètre 40 µm).

L'étude du contenu spermathécral, objet de mon travail expérimental de thèse, a permis, par des dissections de spermathèques de différentes cohortes de femelles adultes, de préciser certaines particularités de la reproduction de l'acarien (**figure 3**) (Wendling, 2012 ; Wendling *et al.* 2014).

Après un transfert de plusieurs heures dans les voies génitales femelles, en moyenne 44 spermatozoïdes (spz) sont stockés dans la spermathèque. Ce nombre apparaît réduit comparé à d'autres espèces dotées de spermathèques ayant fait l'objet d'études telles *Teleogryllus oceanicus* (500 spz), *Tribolium castaneum* (54000 spz), *Drosophila simulans* (100 à 250 spz) ou *Eupelmus orientalis* (79 spz). Chez *V. destructor*, les spermatozoïdes stockés prennent leur forme définitive en rubans de 180 à 230 µm moins de cinq jours après la mue imaginale de la femelle, ce qui pourrait coïncider avec l'acquisition de leur pouvoir fécondant. Le contenu spermathécral moyen en spermatozoïdes est stable au cours de l'année, en dépit des caractéristiques phénologiques variables de la colonie hôte. Il semble que, quelle que soit la période de l'année, la cellule operculée assure toujours à l'acarien un microcosme stable et optimal pour son développement et l'accomplissement de son cycle. En revanche, la femelle en phase phorétique se retrouve dans des environnements thermiques et nutritifs différents, au même titre que les abeilles adultes chez lesquelles elle transite. Ces variations de température ne semblent pourtant pas affecter la charge en spermatozoïdes de la spermathèque du parasite. Concernant la fécondation de l'ovocyte, un seul spermatozoïde est recruté. Chez certains insectes, le nombre de spermatozoïdes nécessaire est plus élevé : 1,4 chez *Drosophila bifurcata*, 3 à 100 par œuf suivant les études chez *A. mellifera*. Il semble toutefois être également très proche du minimum nécessaire, c'est-à-dire d'un chez la punaise *Oncopeltus fasciatus* et chez l'hyménoptère parasitoïde *D. basalis*. Dans le cas où la fécondation des jeunes femelles adultes échoue, ces dernières ne sont pas capables, contrairement à d'autres espèces, d'engendrer des descendants par parthénogenèse. Dans ce cas, leur espérance de vie sera réduite.



Figure 3 : Observation d'un appareil reproducteur femelle placé entre lame et lamelle : a = spermathèque, b = organes lyriformes, (G. x 400). La spermathèque est remplie de spermatozoïdes matures en forme de longs rubans immobiles d'une longueur de 170 à 230 µm. Elle a été ouverte afin de permettre leur libération et faciliter le comptage.

Le potentiel reproducteur d'une femelle dépend notamment du nombre de spermatozoïdes contenus dans la spermathèque et du nombre d'ovocytes à féconder. Certains cas d'infertilité peuvent être théoriquement d'origine intrinsèque, liés à l'absence ou à l'épuisement d'un type de gamète (spermatozoïde ou ovocytes) (Akimov *et al.* 1988; Fuchs, 1994; Harris & Harbo, 1999) ou à leur immaturité (Fries & Rosenkranz, 1996). Toutefois, nous avons observé que le contenu spermathécral en spermatozoïdes n'était pas le facteur limitant pour la reproduction du parasite (Wendling *et al.* 2014). L'hypothèse d'une infertilité associée à une résistance de l'hôte a aussi été avancée (Rosenkranz *et al.* 2009; Kirrane *et al.* 2011).

LA MALADIE

La varroose est une des rares maladies de l'abeille touchant à la fois les formes immatures et les adultes lors d'une infestation de la colonie par une population d'acariens ectoparasites et phorétiques de l'espèce *Varroa destructor*. Elle est causée à la fois par l'action directe du parasite hématophage se nourrissant au dépens des formes matures et immatures de son hôte, mais aussi par le déclenchement de viroses, en particulier lors d'un parasitisme élevé au sein de la colonie.

À l'échelle de la colonie, la maladie entraîne un affaiblissement de la colonie, le plus souvent en fin de saison apicole, pouvant aboutir dans les formes graves à sa mort (**figure 4**) (Rosenkranz *et al.* 2010).

À l'échelle de l'individu parasité, *V. destructor* est à la fois un vecteur de virus, mais aussi activateur de la réplication virale en induisant une baisse d'immunité chez son hôte. Ainsi, les virus ABPV (virus de la paralysie aiguë), CBPV (virus de la para-

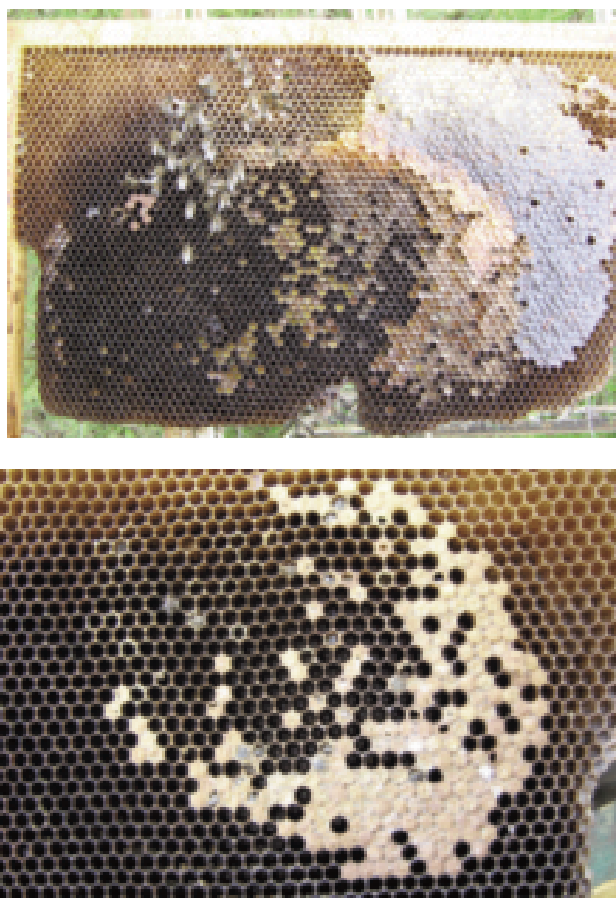


Figure 4 : Observation du contenu d'une ruche dont la colonie d'abeilles est morte de varroose durant l'hiver (rucher d'étude de l'Unité de Pathologie de l'Abeille de Montpellier SupAgro, mars 2011). On notera la présence de nourriture (miel et pollen) en quantité disproportionnée par rapport à la force de la colonie. Les quelques abeilles résiduelles mortes apparaissent figées (cliché de gauche). On observe la présence d'un couvain mort en mosaïque (cliché de droite) : les alvéoles juxtaposés contenant du couvain d'âge différent donnent, à l'examen visuel, un mélange hétérogène d'alvéoles ouverts et operculés, alors que dans une ruche saine, les plages de couvain forment des cercles concentriques de couvain de même âge.

Le diagnostic de varroose est posé par la découverte d'un grand nombre de parasites morts en phase phorétique, dans le couvain operculé, ainsi que sur le fond de la ruche.

lysie chronique), SPV (virus de la paralysie lente), BQCV (virus de la cellule royale noire), CWV (virus des ailes opaques), SBV (virus de la maladie du couvain sacciforme), KBV (virus de l'abeille du Cachemire), IAPV (virus de la paralysie aiguë israélienne) et DWV (virus des ailes déformées) sont retrouvés chez l'abeille de façon concomitante à l'infestation parasitaire (Genersch & Aubert, 2010). Les blessures cuticulaires favorisent aussi l'entrée d'agents pathogènes dans le corps de l'abeille, une perte de poids, une hypoprotéinémie hémolymphe, des déformations morphologiques externes telles que des ailes déformées et/ou des abdomens raccourcis, une réduction de la taille des glandes hypopharyngiennes, des modifications comportementales ou encore une réduction de l'espérance de vie (Rosenkranz *et al.* 2010).

Du point de vue réglementaire, la varroose est classée dans la liste des dangers sanitaires de deuxième catégorie (Arrêté du 29 juillet 2013 relatif à la définition des dangers sanitaires de première et deuxième catégorie pour les espèces animales).

LA GESTION DU PARASITISME

Pendant la belle saison, la population de *V. destructor* dans les colonies d'abeilles double environ tous les 20 à 30 jours. En France en fin de saison apicole, on dénombre en moyenne 1800 *V. destructor* par colonie (Vandame *et al.* 2013). En réalité sur le terrain, ce nombre montre de grandes variations du fait de la possibilité de transmission horizontale de parasites entre colonies par la dérive des ouvrières, le pillage et/ou la visite de faux-bourçons parasités étrangers à la ruche. L'éradication totale du parasite semblant actuellement illusoire, un équilibre plus favorable à l'hôte est donc à rechercher. Classiquement, la gestion du parasitisme consiste à pratiquer un ou plusieurs traitements acaricides successifs le plus tôt possible en fin de saison apicole (mi-août), afin de réduire rapidement la population de parasites à moins de 50 *V. destructor* par colonie pour l'hivernage. En effet, il est nécessaire d'éliminer un maximum de parasites en fin d'été afin d'obtenir des générations d'abeilles d'hiver saines, à la fois par réduction de l'effet direct du parasite chez les abeilles parasitées, mais aussi par réduction de l'infection virale globale. Six médicaments disposent d'une AMM (Autorisation de mise sur le marché) en France dans l'indication varroose : Apivar® (amitraz), Apistan® (tau-fluvalinate), Apiguard® - Apilife Var® - Thymovar® (thymol), Maqs acide formique 68,2 g bande pour abeilles® (acide formique) (Agence nationale du médicament vétérinaire [ANMV], 2014). Ces molécules acaricides, excepté l'acide formique, agissent uniquement sur les acariens en phase phorétique, ceux présents en phase de reproduction étant protégés à l'intérieur de l'alvéole operculée. C'est pour cette raison que les formulations proposées sont rémanentes afin de couvrir plusieurs cycles de couvain.

En outre, le retrait régulier du couvain de faux-bourçons ou la constitution de nuclei sont des pratiques apicoles permettant de réduire la croissance parasitaire au cours de la saison apicole sans toutefois remettre en cause la réalisation du traitement de fin d'été (Charrière *et al.* 1998).

Les méthodes de lutte, s'appuyant principalement sur l'emploi de molécules acaricides, montrent actuellement leurs limites, essentiellement à cause d'un manque d'efficacité et de l'apparition de chimiorésistances (tau-fluvalinate, amitraz et thymol) (Bonafos & Colin, 2010 ; Rosenkranz *et al.* 2010). De nouvelles voies de recherches doivent être ouvertes. Il nous semble ainsi intéressant de poursuivre des études sur les particularités de la reproduction de cet acarien, afin de découvrir, peut-être à terme, un nouveau moyen de gestion du parasitisme. En effet, il apparaît que la stratégie de reproduction de *V. destructor* est plutôt économe et repose sur une efficacité importante de la fécondation: une seule période de fécondation, une économie

du nombre de mâles, le faible nombre de spermatozoïdes produit par le mâle, le nombre réduit d'œufs pondus par femelle et de spermatozoïdes proche du minimum nécessaire à cette production, l'acquisition rapide de la maturité des spermatozoïdes. Cette optimisation de la reproduction, ainsi que le lien étroit existant entre ce parasite et son hôte, impliquent qu'il suffirait sans doute d'une légère modification de son environnement pour faire échouer son parasitisme.

Quelques pistes de recherche peuvent être évoquées :

- nous constatons que la stratégie adoptée par le parasite le rend particulièrement sensible aux échecs de l'insémination. Par conséquent, le facteur principal de modulation du succès reproducteur susceptible d'affecter la dynamique de la population de *V. destructor*, en dehors des changements directement liés à la colonie-hôte, semble être la présence et l'activité du mâle qui doit assurer le remplissage de spermathèques de plusieurs femelles-filles. La mort du mâle unique dans les cellules mono-infestées et la désoperculation en cours de cycle sont des événements-clés dans la limitation de la prolifération. L'identification et la sélection de souches tolérantes à *Varroa destructor* est à poursuivre. Des résultats encourageants sont déjà obtenus pour les souches d'abeilles sélectionnées sur le caractère hygiénique, ces dernières étant capables d'identifier, puis de visiter les alvéoles de couvain parasité, ce qui a pour effet de rompre le cycle de reproduction du parasite et par suite, de ralentir sa dynamique de population ;
- quelques études relèvent la présence d'endosymbiontes impliqués dans la fonction de reproduction chez des acarins. L'élimination ou l'introduction de ces endosymbiontes modifient certains paramètres de la reproduction. Il serait intéressant de rechercher la présence d'endosymbiontes impliqués dans la fonction de reproduction chez *Varroa destructor* (ces derniers ont déjà été identifiés dans le système glandulaire du parasite) ;
- le génie génétique pourrait permettre également d'identifier les gènes d'intérêt impliqués dans la reproduction du parasite pour en faire les cibles d'ARN interférents (ARNi) ;
- enfin, certaines molécules présentent la propriété d'altérer la reproduction de certains parasites. Il serait ainsi intéressant de tester, non seulement l'effet létal d'une molécule, mais également un effet subléthal potentiel sur la fonction de reproduction du parasite. Parmi les molécules acaricides régulièrement employées, cet effet est notamment soupçonné pour l'acide formique mais sans avoir été précisément caractérisé.

CONCLUSION

Au vu de la gravité de la parasitose et de l'amplification des phénomènes de résistance limitant l'efficacité des formulations acaricides disponibles, l'urgence est au développement de nouvelles méthodes de gestion du parasitisme. Cet objectif est d'autant plus important que sans un contrôle efficace de ce parasite, il restera difficile de prouver que d'autres agents pathogènes ou que des substances phytopharmaceutiques soient à la source des problèmes de santé rencontrés actuellement par les colonies d'abeilles.

BIBLIOGRAPHIE

- Akimov IA, Piletskaya IV, Yastrebtsov AV. Modifications morpho-fonctionnelles dues à l'âge dans le système reproducteur des femelles de *Varroa jacobsoni*. *Vestn Zool.* 1988; 6: 48-55.
- Akimov IA & Yastrebtsov AV. Reproductive system of *Varroa jacobsoni*. I. Female reproductive system and oogenesis. *Vestn Zool.* 1984; 6: 61-8.
- Alberti G & Hänel H. Fine structure of the genital system in the bee parasite, *Varroa Jacobsoni* (Gamasida: Dermanyssina) with remarks on spermiogenesis, spermatozoa and capacitation. *Exp Appl Acarol.* 1986; 2: 63-104.
- Anderson DL & Trueman JWH. *Varroa jacobsoni* (Acari: Varroidae) is more than one species. *Exp Appl Acarol.* 2000; 24: 165-89.
- ANMV. Index des médicaments vétérinaires autorisés en France. Disponible sur: <<http://www.ircp.anmv.anses.fr/api2.asp>> (consulté le 16.07.2014).
- Bonafos R & Colin ME. Rapport d'étude du monitoring de la sensibilité/résistance de *Varroa destructor* au tau-fluvalinate, à l'amitraze et au thymol. Rapport du programme communautaire pour l'apiculture, 2010.
- Breeze TD, Vaissière BE, Bommarco R, Petanidou T, Seraphides N, Kozac L et al. Agricultural policies exacerbate honeybee pollination service supply-demand mismatches across Europe. *PloS One.* 2014 ; 9(1): e82996. doi:10.1371/journal.pone.0082996.
- Charrière JD, Imdorf A, Bachofen B, Tschan A. Le retrait du couvain de mâles operculé : une mesure efficace pour diminuer l'infestation de *Varroa* dans les colonies. *Revue Suisse d'Apiculture.* 1998 ; 95: 71-9.
- Colin ME, Faucon JP, Heinrich A, Ferry R, Giauffret A. Étude du premier foyer français de varroatose de l'abeille. *Bull Acad Vét France.* 1983; 56 : 89-3.
- Dietemann V, Nazzi F, Martin SJ, Anderson DL, Locke B, Delaplane K et al. Standard methods for *Varroa* research. *J Apic Res.* 2013; 52. doi: 10.3896/IBRA.1.52.1.09.
- Donzé G & Guérin PM. Behavioral attributes and parental care of *Varroa* mites parasitizing honeybee brood. *Behav. Ecol Sociobiol.* 1994; 34: 305-19.
- France Agrimer (2012). Audit économique de la filière apicole française. Les synthèses de France Agrimer. 2012, 32 p.
- Fries I & Rosenkranz P. Number of reproductive cycles of *Varroa jacobsoni* in honey-bee (*Apis mellifera*) colonies. *Exp Appl Acarol.* 1996; 20: 103-12.
- Fuchs S. Non-reproducing *Varroa jacobsoni* Oud. in honey bee worker cells – status of mites or effect of brood cells? *Exp Appl Acarol.* 1994; 18: 309-17.
- Genersch E & Aubert M. Emerging and re-emerging viruses of the honey bee (*Apis mellifera* L.). *Vet Res.* 2010; 41: 54.
- Gester F (2012). Plan de développement durable de l'apiculture. CGAAER N° 11174 – 01, 31 p.
- Harris JW & Harbo JR. Low sperm counts and reduced fecundity of mites in colonies of honey bees (Hymenoptera: Apidae) resistant to *Varroa jacobsoni* (Mesostigmata: Varroidae). *J Econ Entomol.* 1999; 92: 83-90.
- Kirrane MJ, De Guzman LI, Rinderer TE, Frake Am Wagnitz JJ, Whelan PM. Asynchronous development of honey bee host and *Varroa destructor* (Mesostigmata: Varroidae) influences reproductive potential of mites. *J Econom Entom.* 2011; 104: 1146-52.
- Klatt BK, Holzschuh A, Westphal C, Clough Y, Smit I, Pawelzik E et al. Bee pollination improves crop quality, shelf life and commercial value. *Proc R Soc B.* 2014; 281: 20132440.
- Martin SJ. Ontogenesis of the mite *Varroa jacobsoni* Oud. in worker brood of the honey-bee *Apis mellifera* L. under natural conditions. *Exp Appl Acarol.* 1994; 18: 87-100.
- Martin SJ. Ontogenesis of the mite *Varroa jacobsoni* Oud. in drone brood of the honey-bee *Apis mellifera* L. under naturel conditions. *Exp Appl Acarol.* 1995; 19: 199-210.
- Rosenkranz P. Honey bee (*Apis mellifera* L.) tolerance to *Varroa jacobsoni* Oud. in South America. *Apidologie*, 30; 1999: 159-72.
- Rosenkranz P, Aumeier P, Ziegelmann B. Biology and control of *Varroa destructor*. *J Invertebr Pathol.* 103; 2010: 96-119.
- Toma B, Alix A, Brown M, Carpentier P, Chabert-Ribiere M, Chauzat MP, Delorme R et al. Mortalités, effondrements et affaiblissements des colonies d'abeilles. Rapport de l'Afssa. Maisons-Alfort : 2009, 218 p.
- Vandame J, Ordonneau D, Barbançon JM. Tests d'efficacité 2012. Médicaments AMM de lutte contre *Varroa destructor*. La santé de l'abeille, 2013 ; 256 : 359-68.
- Wendling S. *Varroa destructor* (Anderson et Trueman, 2000), un acarien ectoparasite de l'abeille domestique *Apis mellifera* Linnaeus, 1758. Revue bibliographique et contribution à l'étude de sa reproduction. Thèse de Doctorat vétérinaire, Alfort, Créteil : Université Paris-Est Créteil Val de Marne, 2012. 187 p.
- Wendling S, Guillet B, Roy L, Kreiter S, Colin M. Fertilization and fertility in the female of *Varroa destructor*, a key point for the parasite population dynamics. *Apidologie.* 2014. doi: 10.1007/s13592-014-0291-4.

